

Über die Entwicklung des Rückengefäßes und speciell der Musculatur bei Chironomus und einigen anderen Insecten.

Von Anton Jaworowski,

stud. phil.

(Mit 5 Tafeln.)

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Czernowitz.)

L i t e r a t u r.

1. Strauss-Dürekeim. Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés aux quelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris* (hanneton) comme exemple de l'organisation des Coleopteres. Paris 1828.
2. Verloren M. Mémoire sur la circulation dans les insectes. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers de l'Acad. des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique. Tom. XIX, 1847.
3. Leydig Fr., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.
4. Leydig Fr. Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 3, pag. 445, Taf. 16.
5. Weismann. Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig, Engelmann 1864.
6. Weismann. Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XVI, 1866.
7. Bütschli O. Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 20, 1870.
8. Kowalewski A. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII^e série. Tom. XVI, Nr. 12, 1871.

9. Graber V. Vorläufiger Bericht über den propulsatorischen Apparat der Insecten. Sitzb. der kais. Akad. d. Wissensch. 1872.
10. Graber V. Über den propulsatorischen Apparat der Insecten. M. Schulze's Archiv. Bd. 9, mit 3 Tafeln. 1872.
11. Darest. Note sur le développement du vaisseau dorsal chez les insectes. Archives de Zool., Exp. 1873, II. Bd.
12. Gröbber C. Über bläschenförmige Sinnesorgane und eine eigenthümliche Herzbildung der Larve von *Ptychoptera contaminata*. Sitzb. der kais. Akad. d. Wissenschaften. LXXII. Bd. 1875.
13. Dohrn A. Notizen zur Kenntniss der Insectenentwicklung. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. 26. Bd. 1876.
14. Dogiel J. Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von *Corethra plumicornis*, 2 Taf. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII^e série, Tom. XXIV, Nr. 10, 1877.
15. Graber V. Organismus der Insecten. München. R. Oldenburg, 1877.
16. Graber V. Insecten II. Bd. Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Ebenda 1879.

Vorliegende Untersuchungen bilden einen Theil einer grösseren Arbeit über die nachembryonale Entwicklung von *Chironomus*, die ich unter Leitung meines verehrten Lehrers, des Herrn Professors V. Graber, schon vor zwei Jahren begonnen, aber wegen der Fülle des Stoffes bisher noch nicht zum erwünschten Ziele habe führen können.

Ich habe aber gerade meine bisherigen Beobachtungen über gewisse Entwicklungsverhältnisse des Rückengefässes der genannten und einiger anderen Insecten zu einer selbstständigen kleinen Mittheilung zusammengestellt, weil sich mir einige für die ganze Auffassung dieses Organes nicht unwichtige Thatsachen ergaben, von denen allerdings Manches bereits in den obcitirten Schriften meines Lehrers flüchtig angedeutet ist.¹

¹ Prof. Graber hat sich letztes Jahr wieder mit diesem Gegenstande beschäftigt, und mir einen Theil seiner Notizen und Zeichnungen zur Benützung überlassen.

Betreffs der Methode meiner Untersuchungen schicke ich nur kurz voraus, dass dieselben, wo nichts anderes erwähnt wird, am lebenden Objecte theils im normalen, theils im gequetschten Zustande, und zwar mit den stärksten hier zulässigen Systemen ange stellt wurden.

Was zunächst die Entwicklung des Insectenherzens im embryonalen Zustande betrifft, so findet man hierüber in der bisherigen Literatur nur einige ganz fragmentarische und ausserdem sich vielfach sehr widersprechende Aufzeichnungen.

Weismann gibt an, dass sich das Rückengefäss bei *Musca romitoria* aus einer tiefen Lage der oberflächlichen Zellschichte bildet.

Kowalewski, der der embryonalen Entwicklung des Herzens bei *Apis mellifica* zwar gedenkt, macht aber hierüber keine weitere Mittheilung und lässt auch die betreffende Abbildung Fig. 29, Taf. XII, über die Histogenese desselben nichts Näheres erkennen.¹

Die besten Angaben über diesen Gegenstand sind unstreitig die von Bütschli. Derselbe lässt das Bildungsmaterial für das Rückengefäss aus zwei Zellsträngen entstehen, die sich einander nähern, und sich vorne bis in den Naeken des Embryo, nach hinten bis an die bogenförmige Vereinigungsstelle der Ränder verfolgen lassen. Die Beschaffenheit dieser Stränge, z. B. ob sie eine einfache oder mehrfache Reihe von Zellen darstellen, wird aber nicht näher bezeichnet.

Ganz eigenthümlich ist Döhrn's Darstellung. Nach ihm entstehe das Rückengefäss bei *Gryllotalpa vulgaris* aus einer „pulsirenden Lamelle“, die aus hintereinander aufgereihten, spindel förmigen Zellen zusammengesetzt wäre, und aus einer zweiten der ersten ähnlichen und dem Dotter dicht anliegenden Membran, mit der sich die pulsirende Lamelle in dem Zwischenraume zwischen Keimstreif und Dotter vereinigen sollte. Je weiter die pulsirende Lamelle von dem Hautblatt unwachsen wird, desto mehr schiebe sie sich

¹ Die Darstellung des Haut- und Darmmuskelblattes, welche nach der citirten Figur sich direct an das Herz anschliessen sollen, ist wohl eine etwas schematische zu nennen.

mit ihrem noch nicht umwachsenen Theile gegen den Dotter und gegen die innere Lamelle hin, derart, dass die Lamelle jeder Seite auf dem Querschnitte die Form eines C haben würde, an dessen äusserster Convexität sich das Hautblatt anheftete, während die andere Partie mit der zweiten inneren zarten Lamelle sich verbinden sollte. Erst wenn das Hautblatt von beiden Seiten so in die Höhe gewachsen ist, dass dessen Theile in der Mittellinie des Rückens zusammenstossen, wäre die pulsirende Lamelle völlig eingeschlossen, ihr Hohlraum wäre rund.

Was nun meine eigenen Bemühungen speciell bei Chironomusarten über die embryonale Entwicklung des Herzens etwas zu erforschen anbetrifft, so sind dieselben wegen der Kleinheit des Objectes völlig resultatlos geblieben. Es mussten demnach meine Untersuchungen lediglich auf die nachembryonale Entwicklung sich beschränken, die, wie schon aus einer Note von Darest (11) hervorgeht, manches Interessante darbietet.

Ich muss zuerst vorausschieken, dass das Herz der Larven dieser sonst so nahe verwandten Thiere keineswegs immer denselben Typus repräsentirt, sondern dass es im Gegentheil an den bisher untersuchten Species zweierlei wesentlich verschiedene Formen zeigt.

Bei der einen Form zerfällt das Rückengefäss, wie zuerst von Verloren (2) und Darest (11) erwähnt wird, erstens in einen pulsirenden Abschnitt, das Herz im engeren Sinne, welches im 11. d. i. im vorletzten Leibessegment endigt und zwei Paare seitlicher Spaltöffnungen besitzt, und in einen vorderen, der hier lediglich als Körper-Aorta fungirt. Die Grenze zwischen beiden Abtheilungen bilden jene eigenthümlichen Einrichtungen, welche zuerst von Verloren als Ostien (*ouvertures avec ses valvules* pag. 88, Fig. 5 B) dargestellt wurden, bis V. Graber (9, Taf. I, Fig. 7 *ab* und 10, Taf. X, Fig. 20) ihre wahre Natur als selbstständige taschenartige Kammerzwischenklappen erkannte.

Die zweite Form des Rückengefässes entspricht dagegen im Wesentlichen dem gewöhnlichen Typus des ausgebildeten Organes, insoferne es seiner ganzen Ausdehnung nach eine gleichmässige durch Ostien und Klappen gegebene Gliederung besitzt. Ausserdem reicht dasselbe nicht bis in das 11., sondern nur bis in das zweitvorletzte, oder 10. Segment zurück.

In Einzelnen hebe ich noch Folgendes hervor:

Die erste Form zeigt das Rückengefäss der Larven von *Chironomus variegatus* Wtz., *Ch. riparius* Mg und *Ch. spec.*¹ Bei einer eben aus dem Ei ausgeschlüpften Larve von *Chironomus variegatus*, Fig. 1, Taf. I und *Ch. riparius* ist das eigentliche Herz (*rü**) im Verhältnisse zur Aorta(*rü*) weniger erweitert, als bei den in der Entwicklung vorgeschritteneren älteren Larven. Fig. 2, Taf. I. Die Interventricularklappen (*i*) beider Arten liegen an der Grenze des 10. und 11. Leibesringes. Bei *Ch. spec.*, Fig. 3, Taf. I, hingegen zeigt die äussere Form dieses Abschnittes insoweit eine starke Abweichung von der früheren, als sie in der Mitte eingeschnürt und so ein länglich-sanduhrförmiges Gefäss darstellt. Hier liegen die Interventricularklappen (*i*) auch nicht an der Grenze des 11. und 10. Segmentes, sondern beträchtlich weiter von der genannten Stelle, nämlich im vorderen Theile des 10. Segmentes.

In Bezug auf die zweite Form ist vor Allem hervorzuheben, dass die relative Lagerung zwischen Ostien und Interventricularklappen insoferne eine verschiedene ist, als die letzteren den ersteren bald sehr nahe liegen, bald weiter gegen die Mitte der Kammer rücken. In dieser Hinsicht findet man bei einzelnen Formen alle möglichen Übergänge. Bemerkenswerth erscheint mir bei dieser Form noch der Umstand, dass sämtliche Ostien bereits im embryonalen Zustande zur Ausbildung gelangen.

Übergehend nun auf die kurze Skizzirung der Resultate meiner Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung des in Rede stehenden Organes, will ich der Reihe nach folgende drei Hauptpunkte näher erläutern.

1. Zu jedem Kern an der contractilen Rückengefässwand gehört eine Muskelzelle.
2. Jeder Ringmuskel entsteht aus zwei lateralen Zellen, die nur zum Theil in der Medianlinie mit einander verwachsen.
3. Theile der Muskelzelle übernehmen die Dienste der Klappen.

I.

Zu jedem Kern in der contractilen Herzwand gehört eine contractile Zelle.

Betrachtet man zunächst das Rückengefäss einer einen Tag alten Larve von *Chironomus variegatus*, Fig. 1, Taf. I, so zeigt

¹ Imago *Ch. riparius* nahestehend, Larve ganz verschieden.

bei entsprechender Einstellung der optische Durchschnitt desselben folgendes Bild: Jede der beiden Seitenwände besteht aus einer Reihe von spindelförmigen stark in die Länge (0.0095 Mm.) gestreckten zellartigen Elementen mit einem deutlichen runden 0.0019 Mm. grossen Kern. Die genauere Untersuchung ergibt dann aber, dass die genannten Elemente nur die den Kern enthaltenden Randtheile jener eigentlichen Muskelzellen darstellen, die ich gleich näher beschreiben werde.

Der Inhalt dieser Elemente lässt keine besondere Differenzirung erkennen, sondern besteht aus einem feinkörnigen Protoplasma, von dem aber hervorzuheben ist, dass es vermöge seines schwachen Lichtbrechungsvermögens im frischen Zustande oft schwierig zu erkennen ist, ein Umstand, der, wie ich glaube, für die richtige Deutung dieser Elemente bisher sehr hinderlich gewesen, wie sich das aus den gleich anzuführenden bisherigen Angaben über diese Verhältnisse ergibt.

Nach Leydig (3) besteht das Rückengefäss aus zwei Schichten: einer äusseren, die stärker entwickelt ist und deren Hauptsubstanz das Muskelgewebe darstellt, und aus einer zweiten, erstere nach innen zu abgrenzenden sehr zarten homogenen Membran, dem sogenannten Endocardium, deren histologische Natur schwankender Art wäre. Bald sollte sie nämlich den Charakter einer homogenen Haut mit eingestreuten Kernen besitzen, also bindegewebiger Natur sein (Larve von *Corethra plumicornis*), bald dagegen soll sie sich als eine durchaus homogene (cuticulare?) Membran (in der Raupe von *Bombyx Rubi*) darstellen. Ferner wurden von Leydig die in die Lichtung des Herzens hineinragenden klappenartigen Vorrichtungen als Duplicaturen der bindegewebigen Intima erklärt, in die sich auch Muskeln erstrecken können, oder sie sollen besondere selbstständige zellige Gebilde sein, die als Klappen fungiren, z. B. bei *Corethra plumicornis*, bei der 6 bis 8 solcher Sperrvorrichtungen in einer Kammer vorhanden sind.

Weismann (5) hat bekanntlich das Rückengefäss der Insecten als eine histologische Einheit, d. i. als einen einzigen Primitivmuskel aufgefasst, und besteht es nach ihm bei der Larve von *Musca vomitoria* aus zwei Lagen, einer äusseren zarten vollkommen strukturlosen, cuticulaähnlichen, und aus einer inneren, sehr dünnen, durchsichtigen, deutlich und scharf gestreiften Schichte

contractiler Substanz, die einen einheitlichen, d. i. nicht aus selbstständigen Theilstücken zusammengesetzten Schlauch darstellt, mit Kernen von ovaler Form und mittleren Grösse, welche letztere in die Richtung des Rückengefässes vor-springen, und im unversehrten Organe in ziemlich weiten und regel-mässigen Abständen von einander liegen, und daselbst bei der Contraction einen unvollständigen Verschluss bilden, somit als Klappen fungiren. Zu diesen zwei Lagen geselle sich noch eine dritte, besonders feine Haut, deren Beobachtung nur an einzelnen Stellen, nämlich an den Klappen, möglich wäre, indem sie dieselben gegen das Lumen abgrenze. Weiters werden die dem Muskelstratum unmittelbar aufliegenden und in einer feinkörnigen Substanz eingebetteten, nach innen von der Cuticula abgegrenzten Klappen, die den Anschein von Zellen erregen, von ihm als hügel-artige Intimaerhebungen erklärt, in welchen je ein Kern in einer grösseren oder geringeren Menge von feinkörniger Substanz eingebettet ist. Auch soll es einzelne Klappen geben, bei denen hinter dem Kerne sich eine stielartige Einschnürung gebildet hat (*Corethra*).

Es wurde schon hervorgehoben, dass man an einer eben aus-geschlüpften Larve von *Chironomus variegatus* beiderseits des Rückengefässes eine Reihe von spindelförmigen, zuweilen dicht aneinanderstossenden zellartigen Elementen findet. Ein gleiches Verhalten trifft man auch bei *Tanyptus varius* Fab., Fig. 4, Taf. I, doch zeigt sich hier bei wiederholter Betrachtung, dass unter diesen lateralen Zellelementen, je zwei in der Regel ein-ander genau gegenüberliegende (*mz*) durch ihre Grösse besonders hervorstechen und sich zu klappenartigen Gebilden differenzirt haben.

Während die früheren Beobachter diese Klappen als völlig selbstständige, d. i. untereinander nicht direct verbundene Gebilde annahmen, ist nun vor Allem darauf hinzuweisen, dass diese paarweise durch je eine quere brückenartige Commissur (*co* Fig. 12, Taf. II) vereinigt werden, und dies sowohl auf der oberen als auch auf der unteren Seite des Gefässes. Das Ganze macht einem sofort den Eindruck, als ob hier ein continuirlicher Ringmuskel vorhanden wäre. Im Laufe der weiteren Entwicklung der Larve treten diese Verhältnisse noch schärfer hervor. Ganz ähnliche Commissuren findet man dann ferner auch zwischen den anderen kleineren zell-

artigen Elementen. Letztere sind gleichfalls nur Seitenrandtheile der oben erwähnten Muskelzellen, die das Rückengefäss halbringförmig umklammern. Dass sich aber diese Seitenrandtheile bei flüchtiger Beobachtung als selbstständige Elemente darstellen, erklärt sich einfach daraus, dass der optische Querschnitt durch dieselben bei mittlerer Einstellung leicht in ähnlicher Weise für die Contur einer Zelle angenommen werden kann, wie z. B. die typischen Ringmuskelfasern desselben Organes unter den nämlichen Bedingungen ein ähnliches Aussehen darbieten, nur mit dem Unterschiede, dass hier, in der Regel an der betreffenden Partie kein Kern zu sehen ist. Diese Muskelzellen sind bei der Larve von *Chironomus variegatus*, Fig. 1, Taf. I, im eigentlichen Herz ($r\ddot{u}^*$) relativ viel zahlreicher als bei der vorher erwähnten Form, und stossen zuweilen mit ihren Rändern dicht aneinander, während sie in der Aorta ($r\ddot{u}$) viel spärlicher gefunden werden, indem auf die Länge eines Segmentes nur drei bis vier Paare entfallen. Am hintersten Ostienpaare und an der Wand des quer abgestutzten Herzhinterrandes erscheint die Contur der zellartigen Elemente (z) mehr abgerundet.

Hier will ich noch beifügen, dass auf diesem Entwicklungsstadium auch die Muskel anderer Körpertheile sich in einem ähnlichen primitiven Zustande befinden, indem man ausser der zarten Hülle (h) nur einen Kern (k) und feines körniges Protoplasma wahrnimmt (vgl. z. B. den Muskel aus dem Fussstummel Fig. 5, Taf. I).

Speziell in Bezug auf die Kerne der in Rede stehenden Herzmuskelzellen ist noch ausdrücklich zu betonen, dass sie keineswegs dem *Endocardium*, wie Leydig glaubt, angehören, da sich letzteres nach meinen Erfahrungen stets als eine selbstständige homogene Membran erweist. Was dagegen die obenerwähnte Deutung Weismanns betrifft, so erkannte derselbe zwar ihre Zugehörigkeit zur contractilen Substanz, irrte sich aber darin, dass er sie nicht als integrirende Bestandtheile von selbstständigen zellig individualisirten Abschnitten des contractilen Stratum betrachtete.

Wenn ich bisher die in Rede stehenden Zellelemente als Muskelgebilde bezeichnete, so stütze ich mich dabei einmal auf die directe Beobachtung ihrer Contractilität, besonders aber auf

die Thatsache, dass diese Zellen wirklich die Anlagen für die späteren differenzirten, respective quergestreiften Muskelfasern darstellen.

Hier möchte ich zunächst noch hinsichtlich der in das Herzlumen vorragenden Zellen darauf aufmerksam machen, dass analoge Gebilde eine sehr weite Verbreitung haben. Sie kommen u. A. bei den Arthropoden, Würmern (Hirudineen) sehr häufig vor, und scheinen auch bei manchen Mollusken nicht zu fehlen.

Bei den Insecten zunächst scheint das Vorkommen derselben nach den ausgebreiteten Erfahrungen von Prof. Graber auf gewissen Entwicklungszuständen ein ganz allgemeines zu sein.

In der Abtheilung der Hemipteren werden sie nach ihm z. B. in der Gruppe der Wasserwanzen bei *Notonecta*, Fig. 6, Taf. II, vorgefunden, wo man, wenigstens an frisch ausgeschlüpften Thieren, auch an den Ostienklappen 1 bis 2 kernartige Gebilde (*k*) wahrnimmt.

In der Abtheilung der Dipteren sind diese Zellen nach Weismann bei *Musca vomitoria*, nach Grobben bei *Ptychoptera contaminata*, nach Leydig bei *Corethra plumicornis* und nach meinen Beobachtungen bei allen Culiciden (Fig. 7, Taf. II) und bei sämtlichen Chironomusarten (Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. I) anzutreffen.

In der Abtheilung der Lepidopteren sind sie nach Leydig bei *Bombyx Rubi*, in jener der Orthopteren bei *Ephemera* (Fig. 26, Taf. V) vorhanden.

Unter den Neuropteren sind sie in der Familie der Phryganiden, z. B. bei *Phryganea*, Fig. 8, Taf. II, nachgewiesen. Bei dieser Gattung findet sich, und zwar an einer eben ausgeschlüpften Larve am hinteren Abschnitte des Rückengefäßes weder eine ähnliche umfangreiche Erweiterung wie bei den Chironomen, noch trifft man hier Ostien, doch bemerkt man an der Grenze der Segmente starke Einbuchtungen.

In der Abtheilung der Hymenopteren kommen sie nach Bütschli im embryonalen Zustande bei *Apis mellifica* vor, wobei zu beachten ist, dass hier eine Vermehrung des Kernes, welche sonst gewöhnlich erst im postembryonalen Zustande vorkommt, stattgefunden hat.

Bei den Würmern sind sie u. A. in der Gruppe der Hirudineen (z. B. *Clepsine* Fig. 9, Taf. II) sehr allgemein anzutreffen.

II.

Jeder Ringmuskel entsteht aus zwei lateralen Zellen, die zum Theil in der Medianlinie mit einander verwachsen.

Im Gegensatze zu Strauss-Dürckheim, Leydig und anderen älteren Beobachtern, welche das contractile Stratum des Rückengefässes aus einfachen Ringfasern bestehen lassen, hat zuerst V. Graber (10, pag. 149 und 150 und Taf. X, Fig. 17M, sowie Fig. 18 d) speciell bei *Ephippigera* und *Odontura* auf das Bestimmteste nachgewiesen, dass die letzteren nicht immer continuirliche und einheitliche Gebilde sind, sondern dass jede sogenannte Ringfaser, wenigstens an gewissen Abschnitten des Herzens, z. B. in der Nähe der Ostien, aus einem Paar von halbkreisförmigen Bändern besteht, welche in der Medianlinie durch eine sehnige und verschieden breite Naht von einander getrennt sind, und ein ähnliches Verhalten fand derselbe Forscher schon vor Jahren u. A. auch am Scorpionherz, Fig. 10, Taf. II, wo die beiden Halbringe (hr und hr_1) sowohl oben als unten nur durch eine sehr dünne aber gleichfalls quergestreifte also contractile Commissur ($e_1 e'$) verbunden sind.

Wie schon aus meinen früheren Angaben zu entnehmen, zeigt die Entwicklungsgeschichte der von mir untersuchten Insectenherzen, dass die Musculatur derselben der ersten Anlage nach in der That aus zwei Reihen von Zellen hervorgeht, respective dass die sogenannten Ringmuskel, so weit sie überhaupt zur Ausbildung gelangen, aus je einem Paar von Zellen entspringen. Ich mache hier zunächst darauf aufmerksam, dass die Anordnung der betreffenden Zellen, so weit sie sich aus der Lage ihrer Kerne ergibt, bei den untersuchten Formen insoferne eine verschiedene ist, als bei den einen (*Chironomus*, *Culex*, *Phryganea*, *Phyrhocoris*, *Notonecta*, *Musca vomitoria* im hinteren Abschnitt) die beiderseitigen Kerne einander genau gegenüberliegen, also paarweise vertheilt sind, während sie bei anderen (*Corethra plumicornis*, *Ptychoptera contaminata*, *Musca vomitoria* im vorderen Abschnitt) eine alternirende Anordnung zeigen.

Was nun die weitere Entwicklung speciell der paarig angeordneten Muskelzellen betrifft, so konnte ich mich durch Beob-

achtung verschiedenartiger Larven direct überzeugen, dass sie in der Weise vor sich geht, dass die Enden der beiderseitigen spindelförmigen Klammerzellen gegen die Medianlinie sich verlängern und zum Theil unmittelbar miteinander verschmelzen, währendanderemale nur eine mittelbare Verbindung durch ein sehniges Band vorkommt. So kommt u. A. bei den Larven von *Chironomus variegatus*, *Ch. riparius*, *Ch. spec.* wenigstens während der Larvenperiode eine Verwachsung der das Gefäss klammerartig umfassenden Muskelzellen gar nicht zu Stande.

Für das Vorkommen selbstständiger Halbringmuskel am Rückengefässe der Chironomenlarven spricht auch eine physiologische Erscheinung. Bei einer aus dem Ei ausgeschlüpften Larve von *Chironomus riparius* sind diese Halbreifmuskeln beinahe gar nicht zu merken. Ich wendete daher, um sie deutlicher zu sehen, Reagentien an. Nach Behandlung der Larve mit Essigsäure bemerkte ich nun Folgendes: Das Herzrohr, welches vorher durchschnittlich in einer Minute 120 bis 130 Contractionen machte, pulsrte immer langsamer, stand dann eine Zeitlang ganz still, bis es wieder zu arbeiten begann.

Die letzten Contractionen des Herzschnlauches erwiesen sich nun als einseitig, indem während der Systole nur die Wandung einer Seite gegen die Mittellinie angezogen wurde, Fig. 11, Taf. II, während die Muskelzellen der anderen in Ruhe verblieben und nicht die mindeste Contraction zeigten.

Daraus glaube ich mit Recht schliessen zu können, dass jede Seite des Herzmuskelschnlauches nicht bloss in morphologischer, sondern auch in physiologischer Beziehung eine gewisse Selbstständigkeit besitzt, dass also der bilaterale Charakter des Insectenorganismus auch in diesem Organ zum Ausdrucke gelangt.

III.

Theile der Herzmuskelzellen übernehmen die Dienste der Klappen.

Es wurde schon oben erwähnt, dass gewisse klappenartige Bildungen nur Theile einer Muskelzelle sind. Diese Gebilde will ich nun näher besprechen.

Bei dem erstgenannten Typus des Chironomusherzens kommt der allereinfachste Fall vor. Die Vorsprünge differiren in ihrer Grösse nicht, und nach vollendeter Ausbildung der quergestreiften Halbringmuskeln verschwinden sie ganz. Bei dem zweitgenannten Typus hingegen hat sich schon während des Embryonallebens ein Paar dieser Gebilde zu einer umfangreichen Klappenvorrichtung differenziert, z. B. bei der eben ausgeschlüpften *Tanypterus rarius* Larve, Fig. 4, Taf. I.

Bei einer anderen, doch dem gleichen Typus angehörigen erwachsenen Chironomusart wird der Kern (*k*) der Muskelzelle, welcher zur Zeit der Systole sichtbar ist, während der Diastole an der Seitenwandung vom körnigen Inhalte derart überdeckt, dass er sich ganz der Beobachtung entzieht. Fig. 12 und 13, Taf. II. Mit dem Eintritte der Systole zieht sich die contractile Masse der Muskelzelle gegen die Seitenwand zurück und die Folge davon ist, dass der laterale angeschwollene Theil der Muskelzelle sich blindsackartig in das Lumen des Rückengefässes vorstülpt, und so kommt es in diesem Falle periodisch zu einer stärkeren Entwicklung des Klappentheiles (*kl*) dieser Muskelzelle. Diese Klappe stösst während der Systole an die gegenüberliegende und bildet anscheinend ein ziemlich vollständiges Ventil zur Behinderung des Blutrückflusses. Aus diesem Verhalten schliesse ich, dass die äussere Wandung der Muskelzelle eine grössere Dicke, beziehungsweise grössere Starrheit besitzt als die innere, da im anderen Falle eine bauchige Auftreibung auch auf der äusseren Seite zum Vorschein kommen müsste. Indessen ist zu erwähnen, dass die Verdickung doch nicht immer ausschliesslich nur auf die äussere Seite beschränkt bleibt.

Was die Richtung der Klappen am zweitgenannten Typus des Chironomusherzens anbelangt, so habe ich bisher viererlei Modificationen wahrgenommen: erstens fand ich Klappen, die sich quer nach innen erstrecken; zweitens solche, die sich nach innen und vorn unter einem spitzen Winkel, Fig. 12 und 13, Taf. II, vorstülpen; drittens solche, bei denen die Klappe der einen Seite nach vorn und die der anderen nach hinten sich erstreckt, beide also sich wie zwei Keile übereinander schieben, Fig. 14, Taf. III; viertens endlich fand ich Klappen, welche beide nach hinten gerichtet sind, Fig. 15, Taf. III.

Es ist aber noch besonders zu bemerken, dass an manchem Rückengefässe zum Theil auch alle genannten Modificationen nebeneinander auftreten, und dass in dieser Beziehung überhaupt vielerlei individuelle Verschiedenheiten bestehen. Beispielsweise fand ich bei einer Larve, deren Züchtung mir leider misslang, folgendes Verhalten. Bei dieser war die Stellung der Klappen im neunten Segment nach dem dritten Fall, im achten nach dem ersten, im siebenten und sechsten abermals nach dem dritten, im fünften nach dem zweiten und im vierten Segment nach dem vierten Fall.

Selbstverständlich wäre zur besseren Erläuterung der vorher genannten Verhältnisse ein Querschnitt wünschenswerth, da mir aber die Herstellung eines solchen bei der Zartheit des Objectes nicht gelungen ist, so erlaube ich mir auf Taf. III, Fig. 16 und 17 das Schema eines solchen zu geben. Man sieht hier zu innerst das Endocardium (*e*), nach aussen die beiden Muskelzellen (*mz*) mit den in das Innere vorspringenden wulstartigen Klappen, und endlich als äusserste Umkleidung eine feine faserartige, wahrscheinlich bindegewebige Lage (*p*).

Hier muss ich aber zunächst noch auf die Verhältnisse bei *Corethra plumicornis* hinweisen, da hier die Klappen der Natur einer Muskelzelle zu widersprechen scheinen.

Leydig machte die Beobachtung, dass die betreffenden alternirend stehenden Seitenklappen einzellig sind.

Dogiel dagegen bestreitet (14, pag. 5) ihre Einzelligkeit mit den Worten: „Was den Bau jeder der hier genannten Klappen betrifft, so wollen wir bemerken, dass sie nicht aus einer formlosen Masse oder aus isolirten Kernen contractiler Substanz¹ bestehen, wie es Weismann meinte; sie erscheinen auch nicht als einfache Kerne mit Kernkörperchen (Leydig), sondern jede Klappe ist eine Anhäufung von Zellen, in deren Mitte eine Zelle manchmal dunkler und schärfer als die übrigen erscheint, was wahrscheinlich von der Aufeinanderlagerung zweier Zellen abhängt. Wenn die Herzkklappen von *Branchelion*, *Pontobdella* und *Piscicola*, wie Leydig behauptet, aus mehreren Zellen bestehen,

¹ Es bleibt mir unklar, was mit dem Ausdrucke „isolirte Kerne contractiler Substanz“ gemeint ist.

so ist die Structur der hinteren Kammerklappen des Corethralherzens eine ähnliche, wie die der Herzklappen dieser Thiere.

Bevor ich aber den Grund dieses Widerspruches angebe, erachte ich es für nothwendig, vorerst die weitere Ausbildung der klappenartigen Vorrichtungen bei der schon obenerwähnten Herzform der Larve des *Tanytus varius* entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen.

Ich mache zuerst darauf aufmerksam, dass die betreffenden Vorsprünge bei den erwachsenen Larven von ungewöhnlicher Grösse sind und eine höhere Complication als gewöhnlich zeigen. Anders ist es bei einer einen Tag alten Larve Fig. 4, Taf. I. Hier sieht man, dass die betreffenden Klappen relativ sehr klein sind und in jeder Hinsicht unzweifelhaft denen der anderen Chironomiden entsprechen. An einer um einige Tage älteren Larve bemerkt man dann ferner, erstens dass diese Gebilde beträchtlich an Ausdehnung zugenommen haben und wulstartig das Gefäss umklammern, und zweitens, dass sich an ihnen secundäre warzenartige Ausstülpungen gebildet haben. Diese kleinen Erhabenheiten der Muskelzellen scheinen mir für die Vervollständigung des Verschlussapparates wichtig zu sein, da sie eine innigere Verbindung zwischen beiden Klappen und dadurch eine hermetische Abschliessung der Kammer ermöglichen und verweise ich in dieser Beziehung auf die nach der Natur abgebildeten Fig. 18 und 19, Taf. III, während der Dia- und Systole.

Was nun speciell die Klappen der Corethralarve betrifft, so constatire ich zunächst, dass ich darin stets nur einen einzigen Kern gefunden habe. Den scheinbar vielzelligen Charakter dieser Klappen erkläre ich mir aber in ähnlicher Weise wie an der vorhererwähnten Tanytusart, nämlich durch Ausstülpungen, wobei hier zugleich die gesammte Klappe wegen der weit fortgeschrittenen Abschnürung eine grössere Unabhängigkeit von der zugehörigen Wandzelle erlangt. Ich füge noch bei, dass diese Klappenwarzen während einer gewissen Zeit der Entwicklung beträchtlich an Grösse und auch an Zahl zunehmen und in Folge dessen dichter aneinander zu liegen kommen, und von der Fläche betrachtet, wegen ihrer gegenseitigen Abplattung polyedrische Conturen darbieten, welche bei flüchtiger Beobachtung den Schein einer zelligen Zusammensetzung hervorrufen

können (vergleiche den schematischen Querschnitt Fig. 20, Taf. III, und der Fig. 22, Taf. IV).

Ähnliche Gebilde wie jene der Corethralarve sind wohl auch die im Herzen gewisser Hirudineen, bei *Branchelion*, *Clepsine*, *Pontobdella* und *Piscicola*. Sie werden von Leydig, wie wir schon gehört haben, als mehrzellige Organe angesprochen. Gestützt aber insbesondere auf die schon oben erwähnte Angabe von Bütschli hinsichtlich der Mehrkernigkeit der Herzzellen am Bienenembryo, glaube ich schon a priori annehmen zu können, dass man es auch hier nicht mit mehrzelligen Gebilden, sondern mit körnigen Protuberanzen einer einheitlichen Zelle zu thun hat, was denn auch in der That durch eigene Beobachtungen an *Clepsine* Fig. 9, Taf. II, bestätigt wird.

Zuletzt will ich noch einige Bemerkungen über die taschenartigen Interventricularklappen von *Ephemera* und *Chironomus* beifügen.

Ihrer ersten Entstehung wurde noch weniger Aufmerksamkeit geschenkt als den übrigen reinzelligen Klappen, und wurden dieselben meist einfach als blattartige Intimafalten bezeichnet.

Meine Beobachtungen konnten zwar nicht bis auf den Beginn ihrer Entstehung (im embryonalen Zustande) ausgedehnt werden, doch habe ich Anhaltspunkte gefunden, die über Natur und Entstehung dieser Gebilde einiges Licht verbreiten.

Bei der Untersuchung des Rückengefäßes ganz junger Larven von *Chironomus variegatus*, *Ch. riparius*, und *Ch. spec.* fand ich an diesen Klappen einen Kern, der bei den erwachsenen Individuen sich mehr an die Seitenwandung zurückzieht oder vom körnigen Inhalte derart überdeckt wird, dass er entweder selten oder gar nicht zur Wahrnehmung gelangt.

Aus der Anwesenheit dieses Kernes und aus dem ganzen Verhalten der in Rede stehenden Klappen glaube ich nun schliessen zu dürfen, dass letztere gleich den früher besprochenen gleichfalls von den primitiven Herzmuskelzellen abzuleiten sind.

Da der Bau dieser Klappen bisher nur ungenau bekannt ist, füge ich hier noch ein Paar einschlägiger Beobachtungen an.

Betrachtet man das Herz einer erwachsenen Larve von *Chironomus riparius* von der Rückenseite, so bemerkt man bei entsprechender Einstellung, dass diese Klappen sich nach vorn

und innen ausdehnen und in der Mittellinie sich in einem Punkte zu vereinigen scheinen, Fig. 2, Taf. I, von welchem Punkte ein längerer oder kürzerer, am Ende verzweigter Faden ausgeht. Wird die Larve aber um 90° gedreht, also von der Seite angesehen, so erkennt man erstens, dass die Vereinigung der beiden Klappen nicht in einem Punkte stattfindet, und zweitens, dass jede Klappe in einen einzigen, aber zerfaserten Strang ausläuft, welche Fasern sich ähnlich wie die Klappensehnen im Herzen gewisser höherer Thiere an verschiedenen Punkten der Herzwandung inseriren. Fig. 21, Taf. IV.

Es sei hier noch bemerkt, dass ähnliche, jedoch, wie es scheint, freihängende Fäden, auch an den obenerwähnten warzenförmigen Ausbuchtungen der Corethraklappen vorkommen, Fig. 22, Taf. IV.

Zum Schlusse sei auch noch in Kürze der Ostienklappen und ihres Wechselverhältnisses zu den interventriculären gedacht.

Wie von früheren Forschern für verschiedene Insecten bereits angegeben ist, findet man nach Prof. Graber (vergl. Fig. 23, Taf. IV, Fig. 24, 25, 27, Taf. V) auch bei *Chironomus* sowohl am Vorder- als am Hinterrande der Ostien taschenartige nach innen sich öffnende Falten, die eine analoge Bedeutung haben, wie die bekannten Taschenventile im Herzen höherer Thiere. Aus den angegebenen Zeichnungen ist ferner zu ersehen, dass jeder dieser Vorsprünge (*ok*) mit einem Kern (*k*) versehen ist, und auch wegen seiner übrigen Beschaffenheit den Eindruck einer Zelle macht. Histologisch genommen sind somit diese Ostienklappen wohl genau von derselben Natur, wie die taschenartigen und die anderen Zwischenkammerklappen, d. h. Differenzirungen der primitiven Wandzellen.

Schliesslich kann ich nicht umhin darauf aufmerksam zu machen, dass zwischen allen den genannten Klappeneinrichtungen auch in physiologischer Beziehung eine gewisse Beziehung obwaltet, insoferne nämlich, als bei einer stärkeren Entfaltung der Ostienklappen die interventriculären in der Regel gar nicht zur Ausbildung gelangen.

Lehrreich ist in dieser Beziehung besonders das Verhalten bei der Larve von *Ephemera*, Fig. 26, Taf. V und *Agrion*, Fig. 27,

Taf. V, wo die vorderen Ostienklappen (*ok*) eine Bildung zeigen, welche ganz an die der interventriculären erinnert (vergl. Fig. 2, Taf. I). Das Auftreten besonderer d. i. von den Ostien entfernter Klappenvorrichtungen muss aber insofern als höhere Differenzirung angesehen werden, als hier das Princip der Arbeitstheilung zu grösserer Geltung gekommen ist.

Aus der sehr ungleichen Lage sowohl der taschenartigen als der einfach zelligen Zwischenkammerklappen ergibt sich ferner von selbst, dass einer Homologisirung aller dieser Theile grosse Schwierigkeiten im Wege stehen.

Obzwar mir, wie schon Eingangs angedeutet, hinsichtlich der ersten oder embryonalen Entwicklung des Chironomusherzens keinerlei Beobachtungen zu Gebote stehen, so glaube ich im Vorstehenden doch den Beweis erbracht zu haben, dass das Hauptstratum desselben, d. i. die Muskellage und deren klappenartige Differenzirungen, aus einer bilateralen Anlage, d. i. aus zwei gesonderten Zellreihen, hervorgeht. Dass dem aber auch thatsächlich so sei, ergibt sich zur Evidenz aus einer Beobachtung von V. Graber hinsichtlich des Herzens von *Pyrrhocoris apterus* gegen Ende der Embryonalperiode. Fig. 28, Taf. V, zeigt die betreffende Rückengefässanlage in ihrer gesammten Ausdehnung. Sie besteht aus einem blasenartig erweiterten kurzen Hintertheile (*rü**) und einem davon ausgehenden engen, in seiner ganzen Länge gleichdicken Rohre (*rü*). Beide Abschnitte zeigen nun im Wesentlichen nichts anderes als zwei getrennte Reihen von klammerartig das Herzrohr umspannenden Zellen. Diese lateralen Klammerzellen entsprechen nun unzweifelhaft den von mir als Halbringe bezeichneten postembryonalen Elementen und erscheinen, wie die Fig. 29, Taf. V, lehrt, in der Mittellinie einander sehr verschieden weit genähert.¹

¹ Diese wichtige Thatsache hat V. Graber bereits im verfloffenen Jahre constatirt und auch in seinem Werke „Die Insecten“, II. Bd., pag. 435, (unten) erwähnt.

Der Umstand, dass die erste Rückengefässanlage auch hier ähnlich, wie bei gewissen anderen Insecten (*Chironomus*, *Ptychoptera*) hinten eine auffallend grosse blasenartige Erweiterung zeigt, legt einem die Frage nahe, ob in der letzteren vielleicht eine weiter verbreitete für das primitive Insectenherz typische Einrichtung vorliege; die vorhandenen noch höchst dürftigen und zum Theile auch zweifelhaften Daten über die ersten Zustände dieses Organes in der Abtheilung der Hexapoden scheinen mir aber vorläufig noch keine so weit gehenden Schlüsse zu erlauben.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren nach lebenden Objecten.

Tafel I.

- Fig. 1. Hinterer Abschnitt des Rückengefässes einer einen Tag alten Larve von *Chironomus variegatus*.
*rü** erweiterter Abschnitt (Herz im engeren Sinne) mit 2 ungleich grossen Ostienpaaren *o₁* und *o₂*, von denen *o₂* sehr klein und von Muskelzellen überdeckt ist, *mz* Muskelzellen mit Kern, *i* taschenartige Interventricularklappen, *rü* aortenartiger Vorderabschnitt.
- „ 2. Derselbe Theil des Rückengefässes bei einer ausgewachsenen Larve.
o₂ (zweites Ostienpaar) etwas stärker entwickelt, *m* quergestreifter Halbringmuskel, *fl* Flügelmuskeln, *n* grosse Pericardialzellen.
- „ 3. Dasselbe von einer eben ausgeschlüpften Larve von *Chironomus spec.*
- „ 4. Dasselbe von einer einen Tag alten Larve von *Tanyptus varius*.
o₁, *o₂*, *o₃* letzte Ostien, *mz₁* typische Seitenwand- (Muskel)zelle, die sich zu einer einzelligen Klappe modificirt.
- „ 5. Glatte Muskelfaser aus dem hinteren Stummelfusse einer einen Tag alten Larve von *Chironomus variegatus*.
h die zarte Hülle, *p* feinkörniges Protoplasma, *k* Kern, *kp* Kernkörperchen.
- „ 6. Hinterende des Rückengefässes von *Notonecta spec.*
o Ostien, *kl* Ostienklappen, *mz* Muskelzelle.

Tafel II.

- „ 7. Das vordere stark erweiterte Ende des Rückengefässes von *Culex pipiens*.
va erweiterter Endabschnitt, *mz* gewöhnliche Muskelzelle, *mr* geschlossener Muskelgürtel durch Verwachsung von zwei halbringförmigen Muskelzellen entstanden, *m* vordere Mündung des Rückengefässes, *t* Trachea.
- „ 8. Hinterer Theil des Rückengefässes einer ganz jungen Larve von *Phryganea sp.* (Zeichnung von V. Graber).
mz Muskelzelle, *b* die den Segmenten entsprechenden Einbuchtungen.

- Fig. 9. Ein Stück vom Dorsalgefässe mit Seitenästen von *Clepsine*.
h Hauptstamm, *s* Seitenast, *m* Muskelzellen im Hauptstamme und an der Basis der Seitenäste, *k* Kern derselben, *K* gestielte Klappe.
- „ 10. Querschnitt durch das Rückengefäss von *Scorpio europaeus* (Zeichnung von V. Graber a. d. Jahre 1876).
r Ringmuskel, oben und unten (*er*₁) stark eingeschnürt, *l* dorsaler Herzlängsmuskel aus mehreren Fasern zusammengesetzt, *fk* Pericardialgewebe.
- „ 11. Hinterer Abschnitt des Rückengefässes einer Larve von *Chironomus riparius* im Momente der einseitigen Contraction.
- „ 12. Stück einer Kammer einer Larve von *Chironomus sp.* während der Diastole zur Demonstration der äusseren und der inneren Muskelzellenwand.
b ist ein Theil der äusseren starren Muskelzellenmembran, die nach innen vorspringt und zur Basis der Klappe dient, *i* die zarte innere Wand der Muskelzelle, die bei der Contraction des Inhaltes dem auf sie ausgeübten Drucke nachgibt und sich ausdehnt, *eo* brückenartige Commissur zwischen beiden Zellklappen.
- „ 13. Dasselbe während der Systole, um die in dem contractilen Inhalte eingedrungenen Kerne zu zeigen. Die Klappen sind nach vorne und innen gerichtet.
m Muskelzelle, *kl* Klappentheil, *k* Kern derselben mit Kernkörperchen.

Tafel III.

- „ 14. Stück einer Herzkammer der Larve von *Chironomus sp.* mit den bei der Systole nach vorne und hinten sich vorstülpenden Klappen.
- „ 15. Dasselbe mit nach hinten sich vorstülpenden Klappen.
- „ 16. Schematischer Querschnitt durch das Rückengefäss einer Chironomuslarve in der Gegend der Klappen während der Diastole.
e Endocardium, *m* Muskelhalbringe mit je einem Kern (*k*), *a* faserige (bindegewebige?) Anssenlage.
- „ 17. Dasselbe während der Systole.
- „ 18 und 19. Theile des Rückengefässes der Larve von *Taenypus varius* während der Dia- und Systole.
m die als Klappen dienenden Muskelhalbringe mit warzenartigen Erhebungen (*w*).
- „ 20. Schematischer Querschnitt durch die Herzklappe von *Corethra plumicornis*.
e Endocardium, das auch die warzenartigen Erhebungen (*w*) überzieht, *m* Muskelhalbring mit der Klappe *k*.

Tafel IV.

- „ 21. Taschenartige Interventricularklappen von *Chironomus riparius* bei seitlicher Ansicht.
*i*₁ *i*₂ Klappen mit den an den Enden zerfaserten sehnigen Strängen *s*₁ und *s*₂. Innerhalb der Klappe ist ein Kern (*k*) zu sehen.

Fig. 22. Hinterer Abschnitt des Rückengefässes von *Corethra plumicornis* mit den manbeerartigen Klappen.

o_1 und o_2 Ostien, f Flügelmuskeln, $k_1—k_9$ Klappen mit warzenartigen Erhebungen, die zum Theil in feine Fäden (f) auslaufen, n grosse Pericardialzellen.

„ 23. Ein Theil des Rückengefässes einer Chironomuslarve (Zeichnung von V. Graber), hinten im Zustande der Dia- vorne in dem der Systole.

o_1 und o_2 Ostienpaare mit (ok) Ostienklappen, in die interventriculären Klappen, f Flügelmuskel, n Pericardialzelle.

Tafel V.

„ 24 und 25. Theile des Rückengefässes mit den Ostien einer Chironomuslarve (Zeichnung von V. Graber) während der Dia- und Systole.

ok Ostienklappen mit Kern (k), f Flügelmuskel, az Zellen unbekannter Natur.

„ 26. Hinterer und mittlerer Theil des Rückengefässes einer Ephemeridenlarve.

o das letzte Ostienpaar, o_1, o_2, o_3, o_4 Ostien mit taschenartigen Ostienklappen ok , in diesen der Kern k , i taschenartige Interventricularklappen, die das eigentliche Herz nach hinten abgrenzen, hA hintere (Schwanz-)Aorta, z_1, z_2, z_3 in die Schwanzborsten ein tretende Zweige derselben, f Flügelmuskeln.

„ 27. Ostienklappen von *Agrion* nach V. Graber in verschiedenen Stellungen.

„ 28. Schiefer Längsschnitt durch den neuntägigen Embryo eines *Pyrhocoris apterus* (Zeichnung von V. Graber).

b_1, b_2, b_3 Beine, hd Hinterdarm, d Dotter, $rü$ Rückengefäss, $rü^*$ erweiterter Hinterabschnitt desselben.

„ 29. Hintertheil des Rückengefässes ebendaher, stärker vergrössert (Zeichnung von V. Graber).

Sowohl im hinteren ($rü^*$), als auch im vorderen Abschnitte ($rü$) sind zwei Reihen von Muskelzellen, die das Gefäss in Form klammerartiger Halbringe umgeben.